

УДК 576.895.771

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СТРОЕНИЯ БЛОХ
(SIPHONAPTERA).
ЧАСТЬ 3: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХЕТОМА ГРУДИ**

© С. Г. Медведев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: smedvedev@zin.ru
Поступила 03.07.2015

Статья продолжает серию публикаций (Медведев, 2015а, б), посвященных анализу признаков строения блох. В настоящей публикации впервые рассмотрены признаки строения хетома груди блох. Выделено 6 признаков с 53 состояниями строения хетома пронотума, средне- и заднегрудного сегментов. Рассмотрены случаи возникновения сходных состояний, обусловленных процессами редукции или, напротив, усиления хетома у блох отдельных родов различных надсемейств в связи с типом или особенностями паразитизма у различных видов блох. При наличии значительной вариабельности в положении и количестве щетинок хетома груди, выявлены примеры маркирования групп ранга семейств и надсемейств отдельными состояниями хетотаксии пронотума и метэпимеры.

Ключевые слова: блохи, морфология грудных сегментов, хетом, таксономия, паразито-хозяинные связи.

Данная работа является очередной в серии публикаций, посвященных разработке единого перечня унифицированных признаков строения блох. Ранее были предложены 156 состояний 32 признаков строения для 14 структур головной капсулы и 203 состояния 48 признаков строения для 27 скелетных образований груди (Медведев, 2015а, б).

На данном этапе анализа предполагается рассмотреть возможные состояния признаков строения хетотаксии грудных сегментов блох и выделить среди них такие, которые могут маркировать как отдельные семейства, так и их группы — надсемейства и инфраотряды. До настоящего времени различные состояния признаков строения хетома груди применялись почти исключительно в качестве диагностических для определения родовой или видовой принадлежности блох.

Исходя из принятых в настоящее время взглядов на систематику блох, в заключении оценивается их потенциальная перспективность выделенных состояний для филогенетического анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Анализ строения хетома осуществлялся на примере выборки видов, принадлежащих к 213 родам и подродам (более 75 % всех таксонов блох этого ранга). Список изученных родов публиковался ранее (Медведев, 1990). Кроме того, были проанализированы данные, представленные в сводках по мировой фауне блох (Hopkins, Rothschild, 1953, 1956, 1962, 1966, 1971; Rothschild, Traub, 1971; Mardon, 1981; Holland, 1984; Traub et al., 1983; Beaucournu, Launay, 1990; Yu et al., 1990), а также определители по фауне России и сопредельных стран (Иофф и др., 1965; Тифлов и др., 1977).

В настоящем исследовании принята классификация блох, согласно которой отряд подразделяется на 4 инфраотряда и 10 надсемейств (Медведев, 1994, 1998, 2005a). Согласно ей пуликоморфные блохи (инфраотряд Pulicomorpha) включают 5 надсемейств: Pulicoidea (семейства Pulicidae и Tungidae), Malacopsylloidea (семейства Malacopsyllidae и Rhopalopsyllidae), Vermipsylloidea (сем. Coptopsylloidea (сем. Coptopsyllidae)) и Ancistropsylloidea (сем. Ancistropsyllidae). Цератофилломорфные блохи (инфраотряд Ceratophylloidea) представлен надсем. Ceratophylloidea (семейства Ceratophyllidae, Leptopsyllidae, Xiphiopsyllidae и Ischnopsyllidae), а пигиопсилломорфные (инфраотряд Pygiopsyllomorpha) — надсем. Pygiopsylloidea (семейства Lycopsoyllidae, Pygiopsyllidae и Stivaliidae). Еще одна крупная группа — это хистрихпсилломорфные блохи (инфраотряд Hystrichopsyllomorpha), которая подразделяется на 3 надсемейства: Hystrichopsylloidea (семейства Hystrichopsyllidae и Chimaeropsyllidae), Macropsylloidea (сем. Macropsyllidae) и Stephanocircidoidea (сем. Stephanocircidae).

Следует указать, что в соответствии с предложенной позднее филогенетической гипотезой (Whiting et al., 2008) инфраотряды Pulicomorpha и Hystrichopsyllomorpha не являются монофилетическими группами. Центральная группа инфраотряда Hystrichopsyllomorpha — сем. Hystrichopsyllidae согласно этому анализу не является монофилетическим, так как часть родов этого семейства оказалась в составе клады, объединяющей инфраотряд Pulicomorpha. Между тем именно инфраотряд Pulicomorpha, согласно нашим данным, характеризуется наибольшим количеством коррелирующих признаков, принадлежащих к различным тагмам тела. В то же время эти исследования подтвердили монофилию 2 других инфраотрядов блох — Pygiopsyllomorpha и Ceratophylloidea. Однако анализ разнообразия более чем 190 скелетных образований, а также пропорций тела блох показал значительные отличия строения тагм тела блох пуликоморфных семейств от блох других трех инфраотрядов. Ниже будут применяться русифицированные названия инфраотрядов блох, а также использоваться такие названия, как пуликоморфные и непуликоморфные семейства блох.

На данном этапе не выделяются бинарные характеристики, которые наиболее удобны для кладистического анализа. Состояние «отсутствие, или редукции, той или иной структуры» может иметь место в филогенетически удаленных таксонах и маркировать отдельные роды. Ввиду этого состояние типа «отсутствует» включено мною как одно из нескольких отмечаемых состояний строения данной структуры. Искусственное выделе-

ние бинарных признаков в качестве самостоятельных элементов в общей матрице признаков, очевидно, приведет к существенному искажению филогенетического дерева.

ОСОБЕННОСТИ ХЕТОМА ГРУДИ БЛОХ

Основу хетома блох составляют крупные щетинки, которые в 3—5 раз длиннее прочих волосков, имеющих на поверхности сегментов (Медведев, 2003, 2014). Крупные щетинки образуют ряды тогда, когда их основания располагаются на одной линии. Один из таких, наиболее постоянных, рядов имеется у основания воротничков нотумов груди и тергитов брюшка. Кзади от таких прикраевых, или основных, рядов (Медведев, 2003, 2014) волоски всегда отсутствуют. Особенностью основных рядов является также и то, что между его длинными щетинками расположены тонкие и много более короткие (в 5—8 раз) вставочные волоски. Отдельные щетинки или их группы и ряды могут смещаться или редуцироваться, например, у видов блох, хозяева которых ведут подземный образ жизни.

Развитый хетом, представленный рядами, группами и отдельными щетинками, имеется на поверхности всех 3 нотумов, а также на мезо- и метаплевр блох. Как крупные щетинки, так и мелкие волоски всегда отсутствуют на вентральных (стернальных) стенках грудных сегментов, а также на боковых стенках нижней части переднегруди, или проплевростерны. Это позволяет предположить, что сильно развитая и вытянутая кпереди проплевростерна блох образована сильно развитой стернальной частью переднегруди (Медведев, 2003).

№ 1 — хетом нотума переднегруди

Состояния признака: хетом на пронотуме (а) 1-1 — редуцирован полностью, 1-2 — частично; (б) представлен 1-3 — только основным рядом, 1-4 — основным и 1 дополнительным рядом, 1-5 — основным и дополнительными рядами, у нижнего края пронотума имеется одна сильно удлиненная щетинка, 1-6 — дополнительный ряд выражен частично на дорсальной стенке, 1-7 — дополнительный ряд выражен частично на дорсальной стенке с многочисленными короткими щетинками, 1-8 — основным и 2 дополнительными, а также мелкими щетинками непосредственно у переднего края, 1-9 — 2-й дополнительный ряд выражен частично на дорсальной стенке, 1-10 — основным и группой у передненижнего края нотума.

Комментарий. Хетом пронотума редуцирован полностью (1-1) у стационарных паразитов сем. *Tungidae*. Частичная редукция хетома пронотума отмечается также у представителей отдельных родов, блохи которого выделяются специализированными чертами строения. Это, например, отдельные представители сем. *Hystrihopsyllidae* — паразиты летяг монотипного рода *Eopsylla* (подсем. *Anomiopsyllinae*) и мешотчатых прыгунов из рода *Wenzella* (*Rhadinopsyllinae*). Только отдельные щетинки основного ряда сохраняются у паразитов вомбатов из пигиопсилломорфного рода *Choristopsylla* (*Lycopsyllidae*).

У блох большинства видов из различных инфраотрядов хетом нотума представлен только щетинками основного ряда (1-3). Так, среди пуликоморфных блох это представители семейств Pulicidae, Coptosyllidae и Vermipsyllidae, цератофилломорфных — семейств Ceratophyllidae и Leptopsyllidae, хистрихопсилломорфных — подсемейств Chiastopsyllinae и Chimaeropsyllinae из афротропического сем. Chimaeropsyllidae, а также подсемейств Anomiopsyllinae, Rhadinopsyllinae, Doratopsyllinae, Ctenophthalminae и Neopsyllinae из наиболее крупного в отряде сем. Hystrichopsyllidae. Только основной ряд имеется и у некоторых пигиопсилломорфных блох. Это, в частности, паразиты вомбатов родов *Choristopsylla* и *Uropsylla* (Lycopsyllidae), родов *Muesebeckella*, *Idiochaetis* и *Astivalius* (Stivaliidae).

Один, дополнительный к основному, ряд щетинок (1-4) обнаружен у пуликоморфных блох родов *Polygenis* и *Rhopalopsyllus* из сем. Rhopalopsyllidae, хистрихопсилломорфных блох родов *Plocopsylla*, *Sphinctopsylla* и *Stephanocircus* из сем. Stephanocircidae, родов *Atyphloceras* и *Ctenoparia* из сем. Hystrichopsyllidae. Среди цератофилломорфных блох состояние 1-4 отмечается у блох монотипного сем. Xiphiopsyllidae, а также трибы Porriini (Ischnopsyllidae), а пигиопсилломорфных — блох рода *Bradiopsylla* (Lycopsyllidae) и ряд таксонов сем. Pygiopsyllidae (роды *Ctenidiosomus* и *Pygiopsylla*).

У отдельных блох отдельных родов основной и дополнительный ряд дополняется единичной, но заметно более крупной щетинкой у нижнего края пронотума (1-5). Состояние 1-5 отмечается, например, у ряда своеобразных представителя сем. Leptopsyllidae. Это — блохи эндемиков Мадагаскара рода *Paractenopsyllus* и Индо-Малайской области — рода *Sigmactenus*. Отдельная, сильно удлиненная щетинка, также отмечена у ряда родов сем. Pygiopsyllidae (род *Acanthopsylla* и др.).

Частично выраженный дополнительный ряд (1-6) наиболее часто отмечается у большинства пигиопсилломорфных блох семейств Stivaliidae и Pygiopsyllidae. Дополнительные щетинки отмечены также у отдельных пуликоморфных блох родов *Scolopsyllus* и *Tiamastus* из неотропического сем. Rhopalopsyllidae. Частично выраженный дополнительный ряд (1-7) и многочисленные мелкие волоски на дорсальной поверхности имеются у блох рода *Chaetopsylla* из сем. Vermipsyllidae.

Два, хорошо выраженных, дополнительных ряда (1-8) представлены у отдельных родов цератофилломорфных блох различных триб сем. Ischnopsyllidae (роды *Myodopsylla*, *Araeopsylla* и *Porribius*). Среди хистрихопсилломорфных блох 2 дополнительных ряда австралийского реликтового сем. Macropsyllidae, голарктического рода *Stenoponia*, а также афротропического эндемика — монотипного сем. Dinopsyllinae. Наиболее развитый хетом имеют блохи рода *Hystrichopsylla*, у которых имеется 2 дополнительных ряда, а также многочисленные более короткие и тонкие волоски.

Частично выраженный 2-й дополнительный ряд (1-9) отмечен у блох монотипного сем. Ancistropsyllidae, объединяющего паразитов оленьков в Юго-Восточной Азии, а также монотипного афротропического подсем. Listropsyllinae (Hystrichopsyllidae). Хетом пронотума представлен основным рядом и группой удлиненных щетинок у нижнего края (1-10) у блох аргентинского рода *Tiarapsylla* сем. Stephanocircidae.

Следует отметить примеры внутривидовой изменчивости признаков хетома пронотума. Например, у паразитов морских птиц южного полушария блох рода *Notiopsylla k. kergulensis* (Taschenberg, 1880) имеется 2 дополнительных ряда щетинок, а у *N. kerguelensis enciari* (Smit, 1957) щетинки дополнительных рядов имеются только ближе к дорсальной части пронотума.

№ 2 — хетом нотума среднегруди

Состояния признака: хетом на мезонотуме (а) 2-1 — редуцирован полностью, 2-2 — редуцирован до единичных волосков; представлен (б) 2-3 — только основным рядом, 2-4 — основным и 1 дополнительным рядом с отдельными волоски у переднего края, 2-5 — основным и частично редуцированным дополнительным рядом, 2-6 — основным рядом и большим количеством коротких щетинок, покрывающих всю поверхность нотума, 2-7 — основным и 2 дополнительными рядами, 2-8 — основным и 2 частично редуцированными рядами.

Комментарий. Полностью редуцированный хетом (2-1) присущ паразитам летучих мышей — блох рода *Rhynchopsyllus* из сем. Tungidae. Частичная редукция до единичных волосков (2-2) у другого представителя сем. Tungidae — стационарных паразитов — блох рода *Tunga*, и упомянутого выше, паразита трехпалого дятла — блох рода *Eopsylla*, а также неарктических паразитов насекомоядных — блох рода *Corypsylla* из сем. Hystrichopsyllidae. Дополнительные ряды на мезонотуме отсутствуют у блох сем. Pulicidae (например, роды *Pulex*, *Ctenocephalides*, *Synosternus*, *Xenopsylla*, *Ornithophaga* и др.), а также ряда других пуликоморфных блох. Это, в частности, блохи сем. Malacopsyllidae (паразиты броненосцев рода *Phthiropsylla*), а также отдельных родов сем. Rhopalopsyllidae.

Только основной ряд (2-3) хорошо выражен у большинства представителей сем. Ceratophyllidae (это, например, блохи таких родов, как *Amalaraeus*, *Amphalius*, *Eumolpianus*, *Hollandipsylla*, *Macrostylophora*, *Spicata* и *Tarsopsylla*), а также отдельных родов других цератофилломорфных блох. Это, например, паразиты зимующих летучих мышей голарктического рода *Nycteridopsylla*, паразиты алтайских цокоров рода *Brachyctenonotus*. Состояние 2-3 также отмечено среди хистрихопсилломорфных блох из подсем. Neopsyllinae, а среди пуликоморфных — только у рода *Chaetopsylla* (Vermipsyllidae), отдельных видов рода *Parapsyllus* (Rhopalopsyllidae). Хорошо выражен дополнительный ряд, и группы волосков перед ним (2-4) представлены у блох рода *Chimaeropsylla* и *Hypsophthalmus*, а также блох летучих мышей сем. Ischnopsyllidae, тушканчиков из рода *Mesopsylla* и *Ophthalmopsylla* (Leptopsyllidae), а также блох — хищных сумчатых рода *Uropsylla* (Lycopsyllidae).

Примеры частичной редукции дополнительного ряда (2-5) отмечаются у блох монотипного сем. Ancistropsyllidae, отдельных родов сем. Ceratophyllidae (*Callopsylla*, *Ceratophyllus*, *Citellophilus*, *Dactylopsyllus*, *Glaciopsyllus* и *Miostenopsyllus*), а также блох отдельных родов сем. Hystrichopsyllidae — это роды *Agastopsylla*, *Jordanopsylla* и *Megarhroglossus*. Вместо дополнительных рядов имеется плохо выраженные ряды из коротких щетинок, покрывающие всю поверхность мезонотума (2-6) у блох отдельных

родов из различных семейств. Это, в частности, паразиты хомяковых — блохи рода *Atyphloceras* (Hystrichopsyllidae) и крыланов — блохи рода *Thaumapsylla* (Ischnopsyllidae).

Два хорошо выраженных дополнительных ряда (2-7) представлены у паразитов птиц родов *Dasyopsyllus* и *Igioffius* (Ceratophyllidae), а также мышиных — блох рода *Sigmactenus* (Leptopsyllidae). Кпереди от 2 дополнительных рядов имеются многочисленные короткие щетинки (2-8) также у блох различных семейств: блох родов *Hystrichopsylla* и *Listropsylla* (Hystrichopsyllidae), а также *Leptopsylla* (Leptopsyllidae).

№ 3 — хетом мезоплевры

Правильные ряды крупных щетинок на мезоплевре не выражены, что обусловлено слиянием ее эпистерны и эпимеры в единый склерит боковой стенки груди. Разделявший их плевральный гребень модифицирован у современных представителей отряда в тяж, проходящий параллельно внутренней поверхности мезоплевры. Щетинки, образующие на метэпимере у видов некоторых таксонов блох правильные ряды, на поверхности мезоплевры сдвинуты относительно друг друга. Однако на мезоплевре можно выделить 2 основные группы крупных волосков, расположенные в задней половине плевры. Волоски этих групп дополняются другими волосками такой же длины или более короткими. Ввиду значительной вариабельности хетом мезоплевры состояния его строения выделены предварительно и проиллюстрированы отдельными примерами.

Состояния признака: (а) передняя группа образована 3, задняя — 2 щетинками, кпереди от них имеются 3-1 — одиночные более короткие волоски, 3-2 — 1 крупная щетинка у нижнего края плевры; (б) имеются 3-3 — длинные щетинки, расположенные в ряд, 3-4 — группа из 3—6 длинных щетинок; (в) 3-5 — почти вся плевра покрыта щетинками разной длины; (г) щетинки в основных группах частично редуцированы (кпереди от них имеются более короткие и тонкие волоски), при этом в передней и задней группах имеется соответственно 3-6 — 2 и 2 щетинки, 3-7 — 2 и 1 щетинка, 3-8 — 1 и 2 щетинки, 3-9 — 2 и 2 щетинки и многочисленные более короткие щетинки, часть из которых образует ряд, 3-10 — 1 и 1 щетинка, 3-11 — 1 щетинка.

Комментарий. Передняя группа образована 3, а задняя 2 щетинками, кпереди от которых одиночные более короткие волоски (3-1) у блох рода *Ancistropsylla* (Ancistropsyllidae), *Chimaeropsylla* и *Hypsophthalmus* (Chimaeropsyllidae), *Agastopsylla* (Hystrichopsyllidae), *Baculomeris* и ряда других родов семейств Ceratophyllidae и Leptopsyllidae. Щетинки передней группы могут смещаться относительно друг друга. Дополнительная одиночная крупная щетинка у нижнего края плевры (3-2) имеется у пигиопсилломорфных блох семейств Pygiopsyllidae и Stivaliidae.

Дополнительный ряд, образованный длинными щетинками (3-3), отмечен у блох рода *Chaetopsylla* (Vermipsyllidae). Кпереди от щетинок основных групп имеются от 3 до 6 длинных щетинок (3-4), например у блох родов *Vermipsylla* (Vermipsyllidae), *Neopsylla* и *Nearctopsylla* (Hystrichopsyllidae), а также рода *Leptopsylla* (Leptopsyllidae). Сильно развитый хетом

мезоплевры (3-5) присущ блохам таких родов, как *Hystrichopsylla* и *Stenoponia* (Hystrichopsyllidae).

Другие модификации хетомат обуславливаются, с одной стороны, редукцией 1—2 щетинок в основных группах, с другой — изменениями положением оставшихся, или их дополнениями другими более короткими. Например, до 2 щетинок в основных группах (3-6) редуцирован хетом мезоплевры у блох родов *Xenopsylla* и *Parodontis* (Pulicidae), а также *Coptopsylla* (Coptopsyllidae). Передняя группа представлена 2 щетинками, а задняя — 1 (3-7) у блох родов *Phthiropsylla* (Malacopsyllidae), *Corypsylla*, *Jordanopsylla* и *Megarhthroglossus* (Hystrichopsyllidae), *Araeopsylla* и некоторые другие роды сем. Ischnopsyllidae, *Brachyctenonotus* (Leptopsyllidae), а также, например, *Callopsylla* из сем. Ceratophyllidae. Напротив, 1 щетинкой в передней группе и 2 в задней (3-8) хетом представлен у блох родов *Nycteridopsylla*, *Ptilopsylla* и *Thaumapsylla* (Ischnopsyllidae), а также блох рода *Synosternus* (Pulicidae). Многочисленные мелкие щетинки кпереди от щетинок основной группы (3-9) имеются у блох рода *Uropsylla*. До 1 щетинки редуцированы передняя и задняя группы (3-10) у блох родов *Pulex* и *Ctenocephalides* (Pulicidae). Примеры почти полной редукции хетомат на мезоплевре (3-11) можно обнаружить у представителей родов *Tunga* (Tungidae), *Eopsylla* (Hystrichopsyllidae) и *Ornithophaga* (Leptopsyllidae).

№ 4 — хетом нотума заднегруди

Состояния признака: хетом на метанотуме (а) 4-1 — редуцированный; (б) выраженный; представлен 4-2 — основным рядом, 4-3 — основным и отдельными дополнительными щетинками, 4-4 — основным и 1 полностью выраженным дополнительным рядом, 4-5 — основным, дополнительным и добавочными щетинками у переднего края, 4-6 — основным и 2 дополнительными, 4-7 — основным и группой коротких и мелких щетинок на дорсальной поверхности нотума; (в) 4-8 — основной ряд представлен утолщенными шипообразными щетинками.

Комментарий. Редуцированный до отдельных щетинок основного ряда (4-1) хетом метанотума представлен у блох различных семейств. Все они являются специализированными паразитами. Среди них, в частности, стационарные паразиты рода *Tunga* (Tungidae), паразиты антарктических птиц рода *Glaciopsyllus* (Ceratophyllidae) и бурозубок рода *Corypsylla* (Hystrichopsyllidae).

Только один основной ряд щетинок (4-2) на метанотуме имеется у пуликоморфных блох — блох большинства родов семейств Pulicidae, Malacopsyllidae и Coptopsyllidae.

Хетом пронотума представлен основным рядом и отдельными щетинками кпереди от него (4-3) у блох различных родов *Brachyctenonotus*, *Ophthalmopsylla* и *Ornithophaga* из сем. Leptopsyllidae, а также таких специализированных родов подсем. Anomiopsyllinae, как роды *Jordanopsylla* и *Megarhthroglossus* из сем. Hystrichopsyllidae.

Основной и 1 дополнительный ряд (4-4) обнаружены у пигиопсилломорфных блох сем. Lycoposyllidae — паразитов карликовых кускусов рода *Choristopsylla* и вомбатов рода *Lycoposylla*. Кроме того, дополнитель-

ный ряд имеется у блох значительного количества родов сем. Ceratophyllidae: например, у блох родов *Aenigmopsylla*, *Amaradix*, *Amphalius*, *Callopsylla*, *Ceratophyllus*, *Citellophilus*, *Dactylopsylla*, *Hollandipsylla*, *Oropsylla* и *Tarsopsylla*. Среди блох других цератофилломорфных семейств состояние 4-4 отмечается у блох родов *Mesopsylla* (Leptopsyllidae) и *Thaumapsylla* (Ischnopsyllidae). Состояние 4-4 отмечено у хистрихопсиломорфных блох сем. Chimaeropsyllidae (род *Hypsophthalmus*), *Eopsylla* и *Neopsylla* (Hystrichopsyllidae).

Основной и дополнительный ряды, а также отдельные добавочные щетинки на дорсальной поверхности метанотума (4-5) имеются у пуликоморфных блох — паразитов хищных рода *Chaetopsylla* и оленьков рода *Ancistropsylla*, ряда родов подсем. Parapsyllinae (*Tetrapsyllus* и др.). Кроме того, кпереди от дополнительного ряда группы щетинок имеется у цератофилломорфных блох. В сем. Ceratophyllidae — это блохи родов *Aetheca*, *Amalaraeus*, *Eumolpianus*, *Macrostylophora*, *Mioctenopsylla* и *Orchopeas*, а в сем. Ischnopsyllidae — представители различных триб: блохи таких родов, как *Araeopsylla*, *Myodopsylla*, *Nycteridopsylla* и *Porribius*. Состояние 4-5 также присуще блохам рода *Chimaeropsylla* (Chimaeropsyllidae), *Agastopsylla*, *Lisropsylla* и *Rhadinopsylla* (Hystrichopsyllidae), а также сем. Pygiopsyllidae.

Основной и 2 дополнительных ряда (4-6) имеются у блох родов *Dorcadia* и *Vermipsylla* (Vermipsyllidae), *Rhopalopsyllus* (Rhopalopsyllidae), а также *Baculomeris*, *Dasypsyllus*, *Igioffius* и *Spicata* из сем. Ceratophyllidae, *Leptopsylla* — из сем. Leptopsyllidae, *Atyphloceras* и *Hystrichopsylla* из сем. Hystrichopsyllidae.

Сильно развитый хетом (4-7), представленный основным и 4 дополнительными рядами, можно обнаружить у двух наиболее специализированных пигиопсилломорфных блох — представителей сем. Lycopsyllidae — блох *Uropsylla* и *Bradiopsylla*.

Утолщенным шипообразными щетинками (4-8) основной ряд представлен у паразитов ночниц рода *Myodopsylla* (Ischnopsyllidae).

№ 5 — хетом метэпистерны

Состояния признака: в задневерхнем углу эпистерны имеется 5-1 — 1 длинная щетинка, 5-2 — 1-2 щетинки, 5-3 — 3 щетинки.

Комментарий. Хетом представлен единственной щетинкой, расположенной у блох большинства семейств у задневерхнего угла эпистерны (5-1). Это состояние отличается значительной стабильностью. Добавочные 1-2 волоска (5-2) отмечены, например, у блох отдельных родов сем. Ceratophyllidae, а также блох родов *Agastopsylla*, *Atyphloceras* и *Hystrichopsylla* из сем. Hystrichopsyllidae. У блох сем. Pygiopsyllidae крупная метэпистернальная щетинка также редуцирована, и имеется 1-2 коротких волоска. Три небольшие щетинки (5-3) можно обнаружить у блох родов *Thaumapsylla* (Ischnopsyllidae) и *Bradiopsylla* (Lycopsyllidae).

№ 6 — хетом метэмимеры

Состояния признака: хетом метэптера (а) выражен полностью и представлен 2 рядами 6-1 — по 5-6 щетинок, кзади от них имеется щетинка, 6-2 — по 4-5 щетинок, без отдельной добавочной щетинки кзади от них, 6-3 — и щетинками среднего и мелкого размеров кпереди и между ними, 6-4 — 2 рядами, которые сдвинуты к заднему краю, 1-2 щетинки расположены на заднем крае; (б) частично редуцирован и представлен 2 рядами 6-5 — по 2—3 щетинки с 1 добавочной щетинкой кзади от них, 6-6 — по 2—3 щетинки без добавочной щетинки; (в) частично редуцирован и представлен 1 рядом из 3-4 щетинок, при этом имеется 6-7 — 1 добавочная щетинка кзади от него, 6-8 — большое количество значительно коротких дополнительных волосков, 6-9 — большим количеством более коротких дополнительных, покрывающих большую часть поверхности метэпистерны; (г) сильно редуцирован 6-10 — до единичных щетинок, 1 из них находится у заднего края, 6-11 — до 4 щетинок; (в) 6-12 — редуцирован до 1 и 2 щетинок.

Комментарий. Хетом метэпимеры представлен 2 рядами по 5-6 щетинок каждый, кзади от которых имеется также 1 дополнительная щетинка (6-1) у блох таких пуликоморфных семейств, как *Ancistropsyllidae*, *Pulicidae*, *Rhopalopsyllidae* (род *Rhopalopsyllus*), *Vermipsyllidae* (род *Chaetopsylla*), *Lycopsyllidae* (роды *Uropsylla* и *Bradiopsylla*). Данное состояние также отмечено у отдельных родов сем. *Ceratophyllidae*, блохи которых характеризуются сильно развитой хетотаксией (например, блохи западных гофер рода *Spicata* и ряд других).

Хетом метэпимера образован 2 рядами из 3-5 щетинок каждый (6-2) в основном у хистрихопсилломорфных блох. Состояние 6-2 отмечается у блох семейств *Chimaeropsyllidae* и *Hystrichopsyllidae*. В частности, в последнем наиболее крупном семействе он присущ представителям подсемейств *Dinopsyllinae*, *Doratopsyllinae*, *Hystrichopsyllinae* и *Neopsyllinae*. Для ряда других представителей сем. *Hystrichopsyllidae* — родов *Chilropsylla*, *Neotyphloceras* и *Xenodaeria*, а также подсем. *Rhadinopsyllinae* — характерно наличие в рядах 2-3 щетинок.

2 ряда дополнены многочисленными щетинками, образующими ряды кпереди от них (6-3), отмечены у блох родов *Listropsylla* (*Hystrichopsyllidae*) и *Idiochaetis* (*Stivaliidae*). Еще более развитый хетом с 2 рядами с 8-10 щетинками и большим количеством щетинок среднего и мелкого размеров кпереди и между ними присущ блохам родов *Hystrichopsylla* и *Stenoponia*, имеющих наиболее крупные размеры в отряде.

Наличие 2 рядов, которые сдвинуты к заднему краю, из которых 1-2 щетинки расположены непосредственно на заднем крае (6-4), характерно для блох летучих мышей сем. *Ischnopsyllidae*, и в частности родов *Araeopsylla*, *Myodopsylla* и *Porribius* и др. Кпереди от щетинок основной группы могут располагаться дополнительные более мелкие волоски.

Состояние признака с 2, частично редуцированными рядами, и 1 добавочной щетинкой (6-5) характерно в основном для цератофилломорфных блох семейств *Ceratophyllidae* и *Leptopsyllidae*. Хетом метэпимеры образован 2, частично редуцированными рядами без добавочной щетинки (6-6), представители также у отдельных родов (*Agastopsylla*, *Atyphloceras* и др.)

из сем. *Hystrichopsyllidae*. В этом же семействе отмечаются другие состояния при редукции хетом до 1 ряда. При этом могут охраняться и отдельные щетинки кзади и кпереди у него (6-7), как например у блох рода *Palaeopsylla*.

У блох отдельных родов, например у блох морских птиц Южного полушария родов *Notiopsylla* и *Pagipsylla* (*Pygiopsyllidae*) при наличии 1 основного ряда из 3-4 длинных щетинок отмечается и большое количество более коротких дополнительных волосков, покрывающих большую часть поверхности метэпистерны (6-8).

В целом для большинства пигиопсилломорфных блох семейств *Pygiopsyllidae* и *Stivaliidae* характерно наличие 1 ряда из 3-4 длинных щетинок и большое количество более коротких дополнительных волосков, покрывающих большую часть поверхности метэпистерны (6-9).

Примеры значительной редукции до единичных щетинок, 1 из которых расположена у заднего края (6-10), отмечаются у блох значительного числа родов сем. *Ceratophyllidae*. Это, например, блохи родов *Amaradix*, *Ceratophyllus*, *Miostenopsylla*, *Orchopeas*, *Oropsylla* и *Tarsopsylla*.

Хетом метэпимеры редуцирован до 1 ряда с 4 щетинками (6-11) у блох родов *Malacopsyllidae* и *Tungidae*, и до 1-2 щетинок (6-12) у блох подсем. *Anomiopsyllinae* (*Hystrichopsyllidae*), родов *Brachyctenonotus* (*Leptopsyllidae*) и *Lycopsylla* (*Lycopsyllidae*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный выше анализ показывает, что значительное количество состояний строения признаков хетом груди блох в значительной мере не маркируют крупные таксономические группы ранга семейства и выше. Это относится в первую очередь к тем состояниям признаков строения, которые обусловлены процессами редукции или, напротив, усиления хетом в связи с особенностями условий паразитизма. Такие внешне сходные состояния отмечаются у представителей отдельных родов или монотипных семейств, принадлежащих к разным надсемействам и инфраотрядам.

Наиболее распространенным в строении хетом нотума переднегруди является состояние 1-2, отмеченное у блох семейств различных инфраотрядов. Из этого можно заключить, что наличие только основного ряда щетинок могло бы рассматриваться в качестве исходного. Однако следует отметить, что только 1 ряд щетинок отмечен преимущественно у блох с узким пронотумом и, таким образом, это состояние может быть гомоплазией, возникающей конвергентно у представителей различных инфраотрядов. Следует обратить внимание, что, например, у представителей рода *Hystrichopsylla* имеются хорошо развитые дополнительные ряды как на мезо- и метанотумах, так и на пронотуме. Однако, например, у блох такого специализированного рода, как *Uropsylla* (*Lycopsyllidae*) сильно развитая хетотаксия имеется только на среднем и заднем сегменте, тогда как на узком пронотуме только основной ряд щетинок.

Можно указать только несколько состояний, которые маркируют крупные группировки. Так, для большинства пигиопсилломорфных блох (семейств *Stivaliidae* и *Pygiopsyllidae*) характерен частично выраженный до-

полнительный ряд (1-6) и дополнительная одиночная крупная щетинка у нижнего края плевры (3-2), характерно наличие 1 ряда из 3-4 длинных щетинок и большое количество более коротких дополнительных волосков (6-9). Отмечается также определенное сходство хетома пуликоморфных блох. Так, только один основной ряд щетинок (4-2) на метанотуме и 2 хорошо выраженных ряда на метэпимеры (6-1) имеется у пуликоморфных блох (в частности, семейств Pulicidae, Malacopsyllidae и Coptopsyllidae). У хистрихпсилломорфных блох отмечается отсутствие на метэпимере отдельной добавочной щетинки (6-2, 6-3 и 6-6), имеющейся, например, у цераатофилломорфных блох кзади от основных рядов.

Таким образом, в результате впервые проведенного анализа хето-таксии грудных сегментов на примере представителей большинства родов блох удалось выявить ряд признаков и их состояний, которые могут быть использованы при проведении филогенетического анализа наряду с признаками других структур.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 14-04-04-01139).

Список литературы

- Вашенко В. С. 1988. Блохи (Siphonaptera) — переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука. 163 с.
- Иоффе И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. М. 116 с.
- Иоффе И. Г., Микулин М. А., Скалон О. Н. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М.: Медицина. 370 с.
- Медведев С. Г. 1990. Строение груди блох (Siphonaptera). I. Энтомол. обзор. 69 (3): 514—533.
- Медведев С. Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). Энтомол. обзор. 73 (1): 22—43.
- Медведев С. Г. 1998. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомол. обзор. 77 (4): 916—934.
- Медведев С. Г. 2003. Морфологические адаптации блох к паразитизму. I. Энтомол. обзор. 82 (1): 40—62.
- Медведев С. Г. 2004. Морфологические адаптации блох к паразитизму. III. Энтомол. обзор. 83 (2): 313—333.
- Медведев С. Г. 2005. Опыт системного анализа эволюции отряда блох (Siphonaptera). Чтения памяти Н. А. Холодковского. 57 (2): 170 с.
- Медведев С. Г. 2015. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть I: общая характеристика и признаки строения головы. Энтомол. обзор. 95 (3): 559—588.
- Тифлов В. Е., Скалон О. Н., Ростигаев Б. А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во. 278 с.
- Beaucournu J.-C., Launay H. Les Puces (Siphonaptera). 1990. Faune de France. 76. 550 p.
- Holland G. P. 1984. The fleas of Canada, Alaska and Greenland (Siphonaptera). Memoirs of the Entomological Society of Canada. 130: 631 p.

- Hopkins G. H. E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. 1: XV + 361 p.
- Hopkins G. H. E., Rothschild M. 1956. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. 2: XI + 445 p.
- Hopkins G. H. E., Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. 3: VIII + 560 p.
- Hopkins G. H. E., Rothschild M. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. 4: VIII + 550 p.
- Hopkins G. H. E., Rothschild M. 1971. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. 5: VIII + 530 p.
- Mardon D. K. 1981. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). London: Oxford University Press. 6: 298 p.
- Rothschild M., Traub R. E. 1971. A revised glossary of terms used in the taxonomy and morphology of fleas. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). London, British Museum. 5: 8—85.
- Smit F. G. A. M. 1987. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). London: Oxford University Press. 388 p.
- Traub R. E., Rothschild M., Haddow J. F. 1983. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their evolution, zoogeography and medical importance. University Press, Cambridge. XV + 288 p.
- Whiting M. F., Whiting A. S., Hastriter M. W., Dittmar K. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera) and host associations. *Cladistics*. 24: 1—31.
- Yu X., Ye R., Xie X. 1990. The flea fauna of Xinjiang. Urumqi, China. 552 p.

MORPHOLOGICAL DIVERSITY OF FLEAS' STRUCTURES (SIPHONAPTERA). PART 3: GENERAL CHARACTERISTICS AND FEATURES OF THORACIC SETATION

S. G. Medvedev

Key words: fleas, morphology of thoracic segments, chaetom, taxonomy, host-parasite relations.

SUMMARY

The paper continues a series of publications (Medvedev, 2015a, b) devoted to the analysis of flea structural features. In the present publication, structural features of flea thoracic setation are analyzed for the first time. Six characters with 53 states in the structure of the chaetom of the pronotum, meso-, and metathoracic segments are distinguished. The author analyzes the cases of the formation of similar states stipulated by processes of reduction or, by contrast, by strengthening of the chaetom in fleas of separate genera belonging to different superfamilies in relation to the type or peculiarities of parasitism in different flea species. In spite of the presence of strong variability in arrangement and number of thoracic setae, some examples of marking of groups in the range families and superfamilies by certain states of the chaetotaxy of the pronotum and metepimera are revealed.